Fossile Süßwasserbryozoen – Vorkommen, Überlieferung, Fundbedingungen

R. KOHRING & A. PINT

Abstract: Fossil freshwater bryozoans – occurrence, records, sampling conditions. Fossil Phylactolaemata (exclusively statoblasts) have been recorded in Cretaceous and a few Cenozoic localities. Statoblasts, which can be assigned to the taxon Pectinatellidae, have recently been reported in mass occurrences from the Upper Triassic Molteno Formation (South Africa). Until now they have represented the oldest records of Phylactolaemata. However, since other groups of Bryozoa are known from even the Early Paleozoic, a much older origin of the Phylactolaemata is possible. Some suggestions of how to find older staboblasts have been presented here.

Key words: Bryozoa, Phylactolaemata, Pectinatellidae, statoblasts, Triassic.

Einleitung

Bryozoen sind bereits seit dem Ordovizium bekannt, haben also ein geologisches Alter von mindestens 480 Millionen Jahren. Sie kommen in der fossilen Überlieferung auf flachen Karbonatrampen und -plattformen durch die gesamte Erdgeschichte hindurch vor. Die koloniebildenden Tiere können sogar riffähnliche Strukturen bilden (z.B. im Zechstein des Harzes sowie im Paläogen von Dänemark). Etwa 16000 fossile Arten sind aus solchen marinen Sedimenten bekant, und noch heute existieren ungefähr 4000 Arten, die den beiden Klassen Gymnolaemata und Stenolaemata zugeordnet werden können.

Gegenüber diesen beiden artenreichen Gruppen ist die dritte Klasse von Bryozoen, die Phylactolaemata, auf Süßwasserbereiche beschränkt. Mit etwa 50 Arten spielen die Süßwasserbryozoen eine nur geringe Rolle. Die einzelnen Zooecien (das Gehäuse eines Einzeltieres wird Zooecium genannt) sind bei ihnen entweder zu gallertartigen Klumpen entwickelt oder liegen in Form chitiniger Röhren vor. Sie haben damit im Gegensatz zu ihren marinen Verwandten kaum Chancen, in die fossile Überlieferung einzugehen. Als Körperfossilien sind Süßwasserbryozoen daher bislang unbekannt. Das im „Treatise of Invertebrate Paleontology" erwähnte Vorkommen einiger vermeintlicher Süßwasserbryozoen aus der Kreide Böhmens ist nach einer brieflichen Mitteilung des Bryozoenforschers Prof. Dr. Ehrhard Voigt (Hamburg, *1905 †2004) überaus fraglich.

Da die allgemeinen Lebensbedingungen und Verhältnisse in Süßwasserseen normalerweise weniger stabil sind als in marinen Habitaten (man denke etwa an die jahreszeitlich bedingten Temperaturschwankungen in unseren Breiten), haben viele süßwasserbewohnende Tiere erfolgreiche Strategien entwickelt, kritische Phasen mit ungünstigen Bedingungen zu überstehen. Neben der Temperatur können aber auch pH-Werte, chemische Zusammensetzung und das Nahrungsangebot erheblichen Schwankungen unterworfen sein. Eine besonders effektive Strategie besteht darin, Dauerstadien zu bilden. Süßwasserschwämme wie *Spongilla lacustris* entwickeln zum Beispiel sogenannte Gemmulae und auch Wasserflöhe produzieren in diesen Phasen kleine kapselartige Dauereier (Ephippien), aus denen der Nachwuchs schlüpfen kann, wenn sich die Bedingungen wieder stabilisiert haben. Dauerstadien dienen also weniger dem betreffenden

Denisia 16, zugleich Kataloge der OÖ. Landesmuseen Neue Serie 28 (2005), 95–102

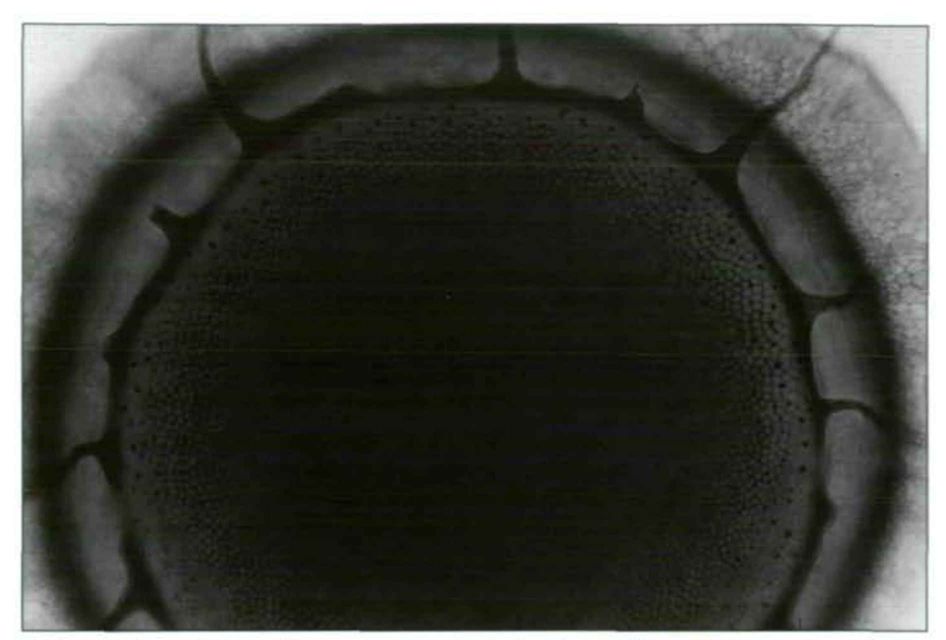


Abb. 1: Kreisrunder Statoblast von *Cristatella mucedo* CUVIER 1798, Durchmesser 0,5 mm. Dorsale Schale, von innen gesehen. Typisch ist die Ausbildung der spinösen Fortsätze, wie sie auch an vielen subfossilen Exemplaren aus interglazialen Sedimenten der Arktis erkennbar sind. Foto: H. Mukai (Gunma University, Japan).

Individuum selbst, sondern vor allem der Erhaltung der jeweiligen Art. Solche Strukturen können aufgrund ihrer chemischen Substanz fossil erhaltungsfähig sein. Auch Süßwasserbryozoen haben eine vergleichbare Strategie erfunden, man weiß allerdings aufgrund der mangelnden fossilen Überlieferung weder, wann sie entwickelt wurde, noch wann Bryozoen überhaupt in nichtmarine Lebensräume vorgedrungen sind.

Offensichtlich beim Unter- oder Überschreiten kritischer Werte bilden die weichen Körper der Süßwasserbryozoen aus einem chitinähnlichen Material vollständig sklerotisierte Kapseln, in denen die genetische Substanz einige Zeit aufbewahrt werden kann (WÖSS 2002). Dauerstadien von limnischen Bryozoen besitzen nur wenige charakteristische Merkmale (WOOD 1979; MUKAI & ODA 1980, ODA & MUKAI 1989). Eine Kapsel besteht aus zwei kleinen, gewöhnlich unter 1 mm großen, leicht konvexen tellerartigen Schalen, die an den Rändern genau zusammenpassen. Diese kleinen widerstandsfähigen Gebilde werden Statoblasten genannt. Sie können freischwimmend (häufig haben sie dann auftriebfördernde Fortsätze) oder sessil an Blättern oder Wasserpflanzen festgeheftet sein. Als Beispiele für rezente Statoblasten sind in Abbildung 1 und 2 Exemplare der Gattungen *Cristatella* und *Stephanella* dargestellt. Da die chitinige Substanz, aus der diese Hüllen bestehen, relativ stabil ist, sollten fossile Statoblasten phylactolaemater Bryozoen in limnischen und anderen nichtmarinen Ablagerungen durchaus häufig sein.

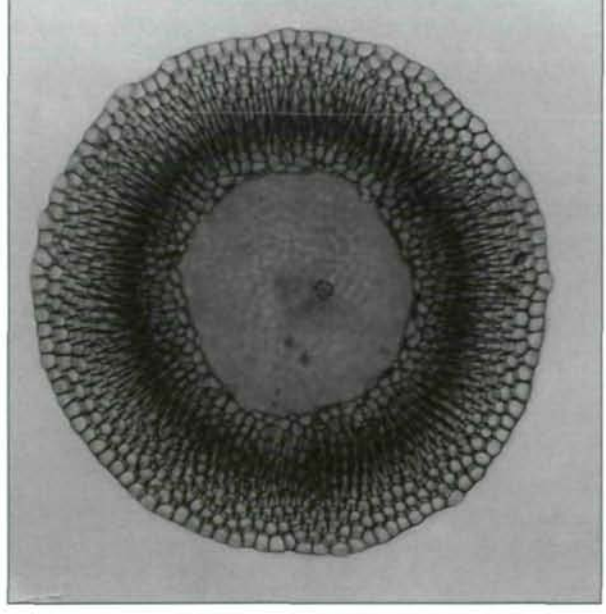


Abb. 2: Statoblast von *Stephanella hina* OKA 1908 aus Japan, Durchmesser etwa 0,4 mm. Auf dem abgeflachten, relativ breiten Rand ist ein Netzmuster entwickelt. Foto: H. Mukai (Gunma University, Japan).

Die fossile Überlieferung von Süßwasserbryozoen

Bereits WESENBERG-LUND (1897) hat aus einigen zwischeneiszeitlichen Ablagerungen in den arktischen Regionen pleistozäne Statoblasten nachweisen können. Lange Zeit blieb dies der einzige Nachweis, der nur durch gelegentliche neuere Funde aus annähernd gleichaltrigen Schichten bestätigt werden konnte (KUC & HILLS 1971, KUC 1973). Die hervorragende Erhaltung der Statoblasten, an denen noch die Häkchen vorhanden sind, ist wohl nur durch ihr sehr geringes geologisches Alter zu erklären (teilweise nur ein paar tausend Jahre). Die Statoblasten wurden nach ihren erkennbaren Merkmalen meistens der Art *Cristatella mucedo* zugewiesen.

Erst 1986 wurden zum ersten Mal eindeutige fossile Statoblasten beschrieben und abgebildet. JELL & DUNCAN (1986: 201) stellten aus den Koonwarra-Schichten aus der Unterkreide von Südaustralien zahlreiche kleine, kreisrunde bis leicht ovale und abgeflachte Objekte vor, die sie trotz weniger morphologischer Details als Statoblasten erkannten. Da sich die Sedimente der Koonwarra-Schichten während des Apt (vor etwa 115 Millionen Jahren) in einem flachen See mit deutlichen saisonalen Einflüssen abgelagert haben, erscheint diese Identifikation plausibel. Obgleich die Auto-

ren einige vage Ähnlichkeiten zu den Statoblasten der modernen Gattung *Plumatella* erwähnten, zogen sie es vor, keine weitere systematische Zuordnung zu treffen.

Aus dem Känozoikum sind bislang nur zwei Funde von Statoblasten bekannt geworden, und beide stammen verständlicherweise aus limnischen Ablagerungen. Ein sehr gut erhaltenes einzelnes Exemplar stammt aus dem Oberoligozän von Rott (Abb. 3; KOHRING & REITNER 1991a, b), einige weitere pyritisierte Stücke aus dem mittleren Eozän des Eckfelder Maares, die aber leider nie beschrieben und dokumentiert worden sind, obwohl sie mehrfach in der Literatur über diese Fundstelle erwähnt werden. Beide Fundstellen repräsentieren geschichtete Seesedimente und sind vor allem durch paläobotanische Funde sowie fossile Insekten und Wirbeltiere bekannt geworden.

Die fossile Überlieferung dieser Bryozoen-Gruppe ist also noch außerordentlich dürftig und auf die wenigen genannten Beispiele beschränkt.

Statoblasten aus der obertriassischen Molteno Formation von Südafrika

Bei einer Exkursion durch Swaziland und Südafrika im August 1998 hatte wir die Gelegenheit, die Paläobotaniker John und Heidi Anderson am „National Botanical Institute" in Pretoria zu besuchen. Beide arbeiten seit Jahrzehnten außerordentlich intensiv an der Erfassung der reichhaltigen Flora und Fauna der Molteno-Formation, die ein Bestandteil der nichtmarinen Karoo-Supergruppe repräsentiert und im Süden Afrikas weithin verbreitet ist. Die Molteno Formation – benannt nach der kleinen Stadt Molteno in der südafrikanischen Provinz Eastern Cape – ist etwa 600 m mächtig und wird stratigraphisch in die obere Trias (Karn) gestellt, ist also ungefähr 225 Millionen Jahre alt. Den Ablagerungsraum dieser Sedimente kann man sich als ein System mäandrierender Flüsse vorstellen, in denen gelegentlich auch temporäre Seen und kleinere Wälder vorkamen (Abb. 4; ANDERSON

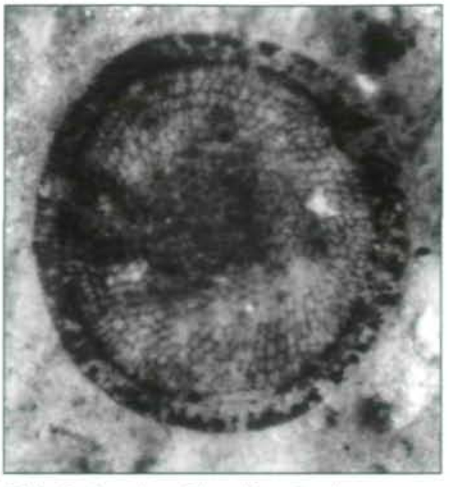


Abb. 3: Aus dem Oberoligozän der berühmten Fossillagerstätte Rott (bei Bonn) liegt bislang nur ein Exemplar vor, das nach seinen Merkmalen als Statoblast von Süßwasserbryozoen interpretiert wurde. Durchmesser 0,8 mm. Es zeigt auf der Oberfläche eine Netzstruktur, wie sie auch von *Stephanella hina* bekannt ist (aus KOHRING & REITNER 1991).

THE MOLTENO BIOME

showing the positions of the 7 primary habitats (ecozones)

Abb. 4: Rekonstruktion des Ablagerungsraumes der obertriassischen Molteno Formation, Südafrika. Die Zahlen verweisen auf die verschiedenen Ökozonen, wobei die Nummer 4 der Lokalität Birds River entspricht, in der besonders viele Statoblasten gefunden wurden. Farbige Rekonstruktion von John M. Anderson (in ANDERSON 1999).



Abb. 5: Statoblasten aus der obertriassischen Molteno Formation. Der Durchmesser variiert zwischen 0,6 und 1 mm, es sind vermutlich mehrere Taxa vertreten. Die Abtrennung der Zentralscheibe vom Rand ist erkennbar.

& ANDERSON 1995; CAIRNCROSS et al. 1995). Bislang hat die Molteno Formation aus über 70 Fundstellen etwa 200 fossile Pflanzenarten geliefert, die in über 250000 Exemplaren vorliegen. Neben den Pteridospermen-Gattungen *Dicroidium*, *Taeniopteris* und *Dejerseya* sind mit den beiden Gattungen *Ginkgo* und *Sphenobaiera* die Ginkgophyta und mit *Heidiphyllum* auch Koniferen vertreten (ANDERSON & ANDERSON 1983, 1990, 1999a, b, 2000a, b). Aus dieser Pflanzenassoziation schlossen ANDERSON & ANDERSON (1983) auf ein jahreszeitlich sehr differenziertes Klima, dass hier in der Trias geherrscht haben musste, und vermuteten, dass heiße, trockene Sommer mit kühlen, regenreichen und dunklen Wintern wechselten.



Abb. 6: Massenvorkommen von Statoblasten aus der obertriassischen Molteno Formation.

Während im Laufe von über drei Jahrzehnten die Floren dieses großen Ablagerungsraumes untersucht wurden, kamen auch immer wieder Reste von verschiedenen Invertebraten zum Vorschein, wobei vor allem die artenreiche Insektenfauna (RIEK 1974, 1976; SCHLÜTER 1997, 2000) zu nennen ist. Dies war insofern von besonderem Interesse, weil triassische Insekten bis dahin nur von wenigen Fundstellen aus Südamerika und Australien bekannt waren, und auf der Nordhalbkugel fast völlig fehlten (SCHLÜTER 2003). Seit den Arbeiten von Edgar RIEK aus den 1970er Jahren hat sich die Anzahl der Exemplare von Insekten aus der Molteno-Formation zwischenzeitlich verhundertfacht. Auch andere Tiergruppen wurden gefunden, beispielsweise Muscheln und Conchostraken. Wirbeltiere sind vor allem durch Fische vertreten. Um diese hochdiverse Fauna allgemein bekannt zu machen, initiierte John Anderson das Molteno-Projekt, bei dem alle relevanten Tiergruppen systematisch erfasst und beschrieben werden sollen. Bei der Durchsicht der Conchostraken-Sammlung fanden wir auf einigen Schichtoberflächen eine relativ große Anzahl von winzigen, scheibenförmigen Objekten, die angeblich kleine Fischeier sein sollten.

Nach der Größe und den erkennbaren Merkmalen konnten wir diese allerdings rasch als Statoblasten von Süßwasserbryozoen identifizieren (Abb. 5, 6). Waren alle bisherigen Funde (Unterkreide, Mitteleozän, Oligozän und Pleistozän) Einzelfunde oder lagen in nur geringer Individuenzahl vor, geht die Zahl der hier vorliegenden Stücke in die Tausende. Das besondere daran war, dass es sich hier um den bislang ältesten Nachweis von Süßwasserbryozoen handelte (KOHRING & HÖRNIG 1998, 2002).

Ähnlich wie die viele Statoblasten moderner Phylactolaemata sind auch diese fossilen Vertreter annähernd kreisrund bis leicht oval und, soweit erkennbar, schwach konvex gewölbt. Neben der eigentlichen tel-

lerförmigen Kapsel ist stets ein deutlicher Rand abgesetzt. Leider ist die Erhaltung zu schlecht, um weitere Details auf den Oberflächen sowohl der Scheiben als auch des Randes zu erkennen. Bislang ließen sich zwei Typen erkennen, die sich vor allem aufgrund ihrer Durchmesser unterscheiden. In beiden weist die Zentralkapsel einen Durchmesser von 0,4 mm auf, jedoch kann der Rand unterschiedlich breit sein, so dass der kleinere Vertreter einen Gesamtdurchmesser von 0,6 mm, der größere einen Gesamtdurchmesser von fast 1 mm haben kann, also bereits mit der Lupe problemlos zu erkennen ist. Gelegentlich können Scheibe und Rand auch farbliche Unterschiede aufweisen.

Interessanterweise stammen alle Individuen von lediglich zwei Fundstellen der Molteno Formation, nämlich den Lokalitäten Kapokkraal (eine fluviatile Ablagerung, „braided river" mit ruhigen Ablagerungsbedingungen) und Birds River (eine lakustrische Ablagerung) (Darstellung der verschiedenen Fundorttypen bei CAIRNCROSS et al. 1995). Während aus den Flussablagerungen von Kapokkraal nur wenige Individuen vorliegen, stammt die große Mehrheit der Funde aus den Seeablagerungen von Birds River (Abb. 7).

Typisch ist das beschränkte Vorkommen der kleinen Statoblasten auf einzelne Schichtoberflächen, wo sie häufig dichtgepackt und massenhaft angesammelt sind (Abb. 8). Diese besondere taphonomische Verteilung auf einzelne Schichtflächen vor allem der Seeablagerungen korrespondiert gut mit der Vorstellung, dass die Bildung der Statoblasten zu Zeiten besonderer (vielleicht auch saisonal gesteuerter) Schwankungen innerhalb der Wassersäule der Seen abhing. So kann die Analyse solcher Indikatoren für eine paläoökologische Rekonstruktion der komplizierten Ablagerungsräume wertvolle Hinweise geben.

Bestimmungsprobleme und eine überraschende Lösung

Eine nähere Bestimmung der obertriassischen Statoblasten und damit eine genauere Zuordnung in das bestehende System der Phylactolaemata schien – ähnlich wie bei den anderen fossilen Vorkommen – angesichts der wenigen Merkmale nicht möglich zu sein. Das änderte sich jedoch, als wir im Juli 2001 am Trinity College in der irischen Hauptstadt Dublin an der 12. Konferenz der IBA (International Bryozoology Association) teilnahmen. Am Trinity College hatte Mitte des 19. Jahrhunderts der irische Zoologe George James Allman (1812-1898) Süßwasserbryozoen untersucht und ihnen 1856 in seinem Werk „A Monograph of the Fresh-water Polyzoa, Including All the Known Species, Both British and Foreign" den heute gültigen Namen Phylactolaemata gegeben. An diesem geschichtsträchtigen Ort konnten die beiden führenden Spezialisten für moderne Süßwasserbryozoen, Timothy Wood und Terrence Marsh, unsere fossilen Statoblasten aus der Molteno Formation zweifelsfrei der Familie Pectinatellidae zuweisen.

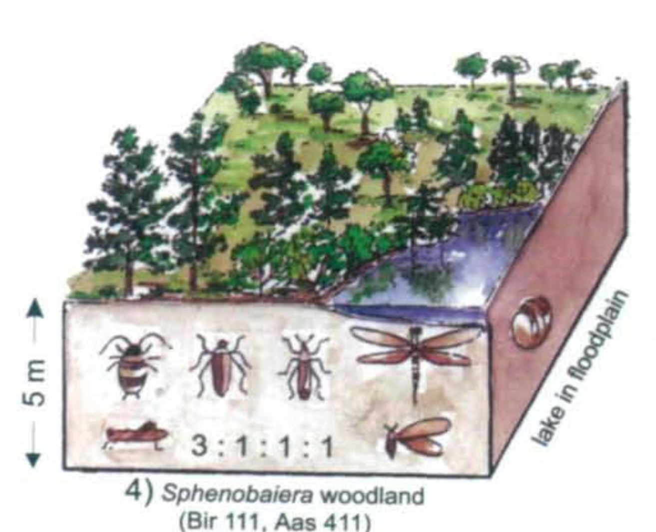


Abb. 7: Die Lokalität Birds River aus der obertriassischen Molteno Formation repräsentiert eine ehemalige Seenlandschaft, in der *Sphenobaiera* (aus der Gruppe der Gingkos) kleinere Wälder bildete. In den ruhigen Seen lebten neben Fischen, Conchostraken und Muscheln u.a. auch Süßwasserbryozoen, deren Statoblasten überliefert sind. Farbige Rekonstruktion von John M. Anderson (in ANDERSON 1999).

Abb. 8: Massenvorkommen von Statoblasten der rezenten Gattung *Pectinatella* aus dem Lough Anilaun (County Galway, Irland). Der Durchmesser der Statoblasten beträgt etwa 0,7 mm. In ihrer Form und Größe ähneln sie auffällig den fossilen Statoblasten der Molteno Formation. Foto: Terence Marsh (Illinois, USA).



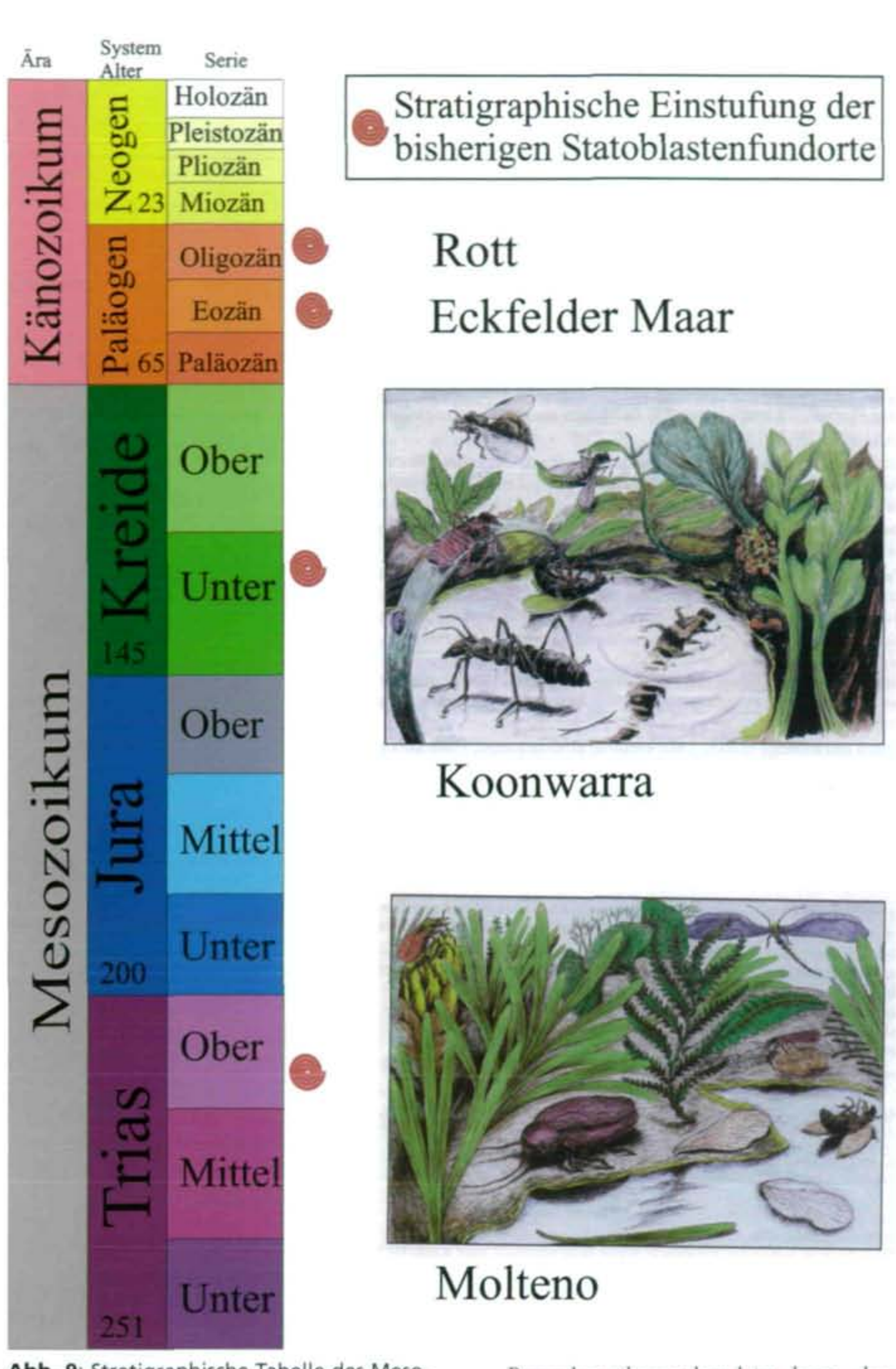


Abb. 9: Stratigraphische Tabelle des Meso- und Känozoikums. Eingetragen sind die bislang bekannten Vorkommen fossiler Statoblasten. Für das unterkretazische Vorkommen von Koonwarra (Australien) und für die obertriassische Molteno Formation sind Rekonstruktionen der Insekten-Assoziationen eingefügt (aus SCHLÜTER 2003).

Besonders überraschend ist daran, dass gerade diese Familie nach aktuellen molekularbiologischen Untersuchungen (Michael Lore, pers. Mitteilung 2001 in Dublin) als die ursprünglichste Gruppe der Süßwasserbryozoen gilt. Nach den Ergebnissen von Michael Lore stehen die Pectinatellidae allen anderen Süßwasserbryozoen (bestehend aus drei Gruppen: dem *Hyalinella-Plumatella*-Clade, dem *Fredericella*-Clade, und dem *Asajirella-Cristatella*-Clade) als Schwestergruppe gegenüber. Das bedeutete, wir hatten innerhalb der Phylactolaemata genau jene Gruppe als – bislang – ältesten Nachweis präsentieren können, der nach den molekularbiologischen Daten auch zu erwarten war. Diese Übereinstimmung zwischen biologischen und paläontologischen Daten ist ein schönes Beispiel für interdisziplinäre Arbeit.

Ausblick: wie können fossile Statoblasten gefunden werden?

Die geschilderte Erforschungsgeschichte zeigt, dass Statoblasten phylactolaemater Bryozoen in den Sedimenten fossiler Ablagerungsräume vermutlich häufiger erhalten sind, als es bislang bekannt ist. Es gibt vielleicht noch weitere Sammlungen von Fundstellen, in denen vermeintliche „fossile Fischeier“ inventarisiert sind, die sich bei näherer Betrachtung als etwas ganz anderes erweisen könnten.

Daher soll am Schluss dieser Arbeit die Aufforderung nicht fehlen, in limnischen oder jedenfalls eindeutig nichtmarinen Ablagerungen gezielt nach Statoblasten zu suchen. Dabei stellt sich jedoch die Frage, ob diese Nachweise weiterhin zufällig erfolgen, oder ob weitere Vorkommen vielleicht gezielt gesucht und gefunden werden könnten. Es ist in diesem Zusammenhang bemerkenswert, dass alle bisherigen Fundstellen bestimmte Gemeinsamkeiten aufweisen (Abb. 9). So sind alle Lokalitäten, die fossile Statoblasten geliefert haben, neben ihren Wirbeltieren und den Pflanzenresten vor allem durch ihre fossilen Insekten bekannt geworden. Aus dem Oligozän von Rott sind schon im 19. Jahrhundert umfangreiche Monographien über die fossilen Insekten erschienen (vgl. LUTZ 1996). Auch die Fundstelle Eckfelder Maar, die australischen Koonwarra-Schichten und die Molteno Formation haben fossile Insekten geliefert und sind bei Paläoentomologen bestens bekannt. Da die erhaltungsfähige Substanz der Insekten bekanntlich Chitin ist, könnte das vielleicht der Schlüssel zum künftigen Auffinden von fossile Statoblasten sein. Man müsste sich also gezielt in die Sammlungen berühmter Fundstellen fossiler Insekten begeben, um sich dort mit einer Lupe oder einem Binokular auf die Suche nach kleinen kreisrunden Gebilden zu machen, die auf den

Schichtoberflächen fehlinterpretiert oder bislang übersehen worden sind.

Die Tatsache allerdings, dass eine so hervorragend untersuchte Fossil-Lagerstätte wie die eozäne Grube Messel (bei Darmstadt) trotz vieler und guterhaltener Insekten keine Statoblasten geliefert hat, legt den Verdacht nah, dass offenbar weitere geologische Parameter bei der Suche in Betracht gezogen werden müssen. Das Beispiel Messel zeigt, dass Schwarzschiefer – also Sedimente, die unter Sauerstoffarmut oder -abwesenheit entstanden – offenbar nicht geeignet sind. Welche Lokalitäten kämen also in Frage? Das eozäne Geiseltal wäre vielleicht ein Kandidat (obgleich auch hier bereits eine sehr flächendeckende Bearbeitung stattgefunden hat), und auch andere Insektenlokalitäten wie Florissant (Colorado, Oligozän) oder das Randecker Maar (Süddeutschland, Miozän) sollten in Betracht gezogen werden.

Der Nachweis von Statoblasten in der obertriassischen Molteno-Formation dokumentiert, dass die Besiedlung nichtmariner Habitate durch Bryozoen mindestens schon in dieser Zeit, möglicherweise aber auch lange vorher erfolgt ist. Um die frühe Entwicklung dieser interessanten Gruppe zu analysieren und besser zu verstehen, wäre es also zusätzlich wichtig, geeignete paläozoische Ablagerungen, zum Beispiel die permischen nichtmarinen Sedimente des Saar-Nahe-Beckens, zu berücksichtigen. Es steht jedenfalls zu vermuten, dass die Entdeckungsgeschichte fossiler Statoblasten erst begonnen hat.

Danksagung: Besonderer Dank gebührt Dr. John M. Anderson vom National Botanical Institute (Pretoria/Südafrika) für die Erlaubnis, das einzigartige Molteno-Material untersuchen zu dürfen. Weiterhin danken wir Herrn Dr. Thomas Schlüter (Nairobi) für Literaturhinweise und die Erlaubnis, zwei Abbildungen zu verwenden. Während unseres Aufenthaltes in Dublin waren uns führende Süßwasserbryozoen-Spezialisten freundlicherweise behilflich, vor allem Timothy Wood und Michael Lore (beide Ohio, USA), Terrence MARSH (Illinois, USA) und Emmy Wöss (Wien). Hideo Mukai (1939-1998; Gunma University, Japan) stellte Abbildungen einiger rezenter Statoblasten zur Verfügung.

Literatur

ANDERSON J.M. (1999; Ed.): Towards Gondwana Alive - Promoting Biodiversity & Stemming the Sixth Extinction. — Gondwana Alive Society, Pretoria: 1-140.

ANDERSON J.M. & H.M. ANDERSON (1983): Palaeoflora of Southern Africa: Molteno Formation (Triassic): Vol. **1**. Introduction/Dicroidium. — Swets & Zeitlinger Publishers: 1-240.

ANDERSON J.M. & H.M. ANDERSON (1990): Palaeoflora of Southern Africa: Molteno Formation (Triassic): Vol. **2**, Part 3. Gymnosperms (Excl. Dicr). — Swets & Zeitlinger Publishers: 1-570.

ANDERSON J.M. & H.M. ANDERSON (1995): The Molteno Formation: window onto the Late Triassic floral diversity. — In: PANT D.D. (Ed.): Proc. Intern. Conf. on Global Environment and Diversication of Plants through Geological Times. Soc. Indian Plant Taxonomists, Allahabad, Indien: 27-40.

ANDERSON J.M. & H.M. ANDERSON (1999a): Palaeoflora of Southern Africa: Molteno Formation: Vol. **3**, Part 4. Non-gymnosperms. — Swets & Zeitlinger Publishers: 1-250.

ANDERSON J.M. & H.M. ANDERSON (1999b): Palaeoflora of Southern Africa: Molteno Formation (Triassic) : Vol. **4**, Parts 5 and 6. Fruit and Seeds; Spores and Pollen. — Swets & Zeitlinger Publishers: 1-250.

ANDERSON J.M. & H.M. ANDERSON (2000a): Palaeoflora of Southern Africa: Molteno Formation (Triassic) : Vol. **5**, Parts 7 and 8. Wood; Fauna. — Swets & Zeitlinger Publishers: 1-250.

ANDERSON J.M. & H.M. ANDERSON (2000b): Palaeoflora of Southern Africa: Molteno Formation (Triassic) : Vol. **6**, Parts 9 & 10. Localities and Communities; General Synthesis. — Swets & Zeitlinger Publishers: 1-250.

CAIRNCROSS B., ANDERSON J.M. & H.M. ANDERSON (1995): Palaeoecology of the Triassic Molteno Formation, Karoo Basin, South Africa - sedimentological and palaeontological evidence. — South Afr. J Geol. **98**: 452-478.

JELL P.A. & P.M. DUNCAN (1986): Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra fossil bed (Korumburra Group), South Gibbsland, Victoria. — Mem. Ass. Australass. Palaeontols. **3**: 111-205.

KOHRING R. & A.C.F. HÖRNIG (1998): The earliest freshwater Bryozoa: evidence from the Upper Triassic Molteno Formation (South Africa). — J. African Earth Sci. **27** (1A): 124-125.

KOHRING R. & A. HÖRNIG (2002): Freshwater Bryozoan remains from the Molteno Formation (Upper Triassic) of South Africa. — In: WYSE JACKSON P.N., BUTTLER C.J. & M. SPENCER JONES (Eds.): Bryozoan Studies 2001. Proc. 12th Intern. Bryozool. Assoc. Balkema, Rotterdam & Brookfield: 171-174.

KOHRING R. & J. REITNER (1991a): A problematic microfossil from the Oligocene of Rott, with affinities to freshwater bryozoan statoblasts

(Phylactolaemata). — Berliner geowiss. Abh. (A) **134**: 221-225.

KOHRING R. & J. REITNER (1991b): Fossile Arthropoden und Fische von Rott. — Fossilien; Korb **8**: 20-26.

KUC M. (1973): Fossil statoblasts of *Cristatella mucedo* CUVIER in the Beaufort Formation and in interglacial and postglacial deposits of the Canadian Arctic. — Geol. Surv. Canada, Paper **72-28**: 1-12.

KUC M. & L.V. HILLS (1971): Fossil mosses, Beaufort Formation (Tertiary), northwestern Banks Island, western Canada Arctic. — Canad. J. Bot. **49**: 1089-1094.

LUTZ H. (1996): Die fossile Insektenfauna von Rott. Zusammensetzung und Bedeutung für die Rekonstruktion des ehemaligen Lebensraumes. — In: KOENIGSWALD W.v. (Hrsg.): Fossillagerstätte Rott bei Hennef im Siebengebirge, Siegburg, Kap. 5: 41-56.

MUKAI H. & S. ODA (1980): Comparative studies on the statoblasts of higher phylactolaemate bryozoans. — J. Morphol. **165**: 131-155.

ODA S. & H. MUKAI (1989): Systematic position and biology of *Pectinatella gelatinosa* OKA (Bryozoa: Phylactolaemata) with the description of a new genus. — Zool. Sci. **6**: 401-408.

RIEK E. (1974): Upper Triassic insects from the Molteno Formation, South Africa. — Palaeontologia africana **17**: 19-31.

RIEK E. (1976): A new collection of insects from the Upper Triassic of South Africa. — Annals Natal Mus. **22**: 791-820.

SCHLÜTER Th. (1997): Validity of the Paratrichoptera – an extinct insect order related to the Mecoptera, Diptera, Trichoptera or Lepidoptera? Suggestions based on discoveries in the Upper Triassic Molteno Formation of South Africa. — Berliner geowiss. Abh. E **25**: 303-312.

SCHLÜTER Th. (2000): *Moltenia rieki* n. gen., n. sp. (Hymenoptera: Xyelidae?), a tentative sawfly from the Molteno Formation (Upper Triassic), South Africa. — Paläontol. Zeitschr. **74**(1/2): 75-78.

SCHLÜTER Th. (2003): Fossil insects in Gondwana – localities and palaeodiversity trends. — Acta zool. cracoviensia **46**: 345-371.

WESENBERG-LUND C. (1897): Recherches biologiques sur les Bryozoaires d'eau douce. — Videnskabelige Meddelelser fra den naturhist. Forening i Kjøbenhavn **1896**: I-XXXVI [mit franz. Zusammenfassung], Tab. I-IV.

WÖSS E. (2002): The reproductive cycle of *Plumatella casmiana* (Phylactolaemata: Plumatellidae). — In: WYSE JACKSON P.N., BUTTLER C.J. & M. SPENCER JONES (Eds.): Bryozoan Studies 2001. Proc. 12th Intern. Bryozool. Assoc. Balkema, Rotterdam & Brookfield: 347-352.

WOOD T. (1979): Significance of morphological features in Bryozoan statoblasts. — In: LARWOOD G.P. & M.B. ABBOTT (Eds.): Advances in Bryozoology, Academic Press, London & New York: 59-74.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Rolf KOHRING & Anna PINT
Institut für Geologische Wissenschaften
Fachrichtung Paläontologie
Freie Universität Berlin
Malteserstraße 74-100, Haus D
D-12249 Berlin, Germany
E-Mail: rkohring@zedat.fu-berlin.de
hoernig@zedat.fu-berlin.de